Vestnik zoologii **32**(4): 60–66, 1998

УДК 594.32

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ ДВУХ ВИДОВ РОДА *CASPIA* (GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA, PYRGULIDAE)

Т. Л. Алексенко, В. В. Анистратенко

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

Получено 23 апреля 1997

Особенности размножения моллюсков двух видов рода *Caspia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Pyrgulidae). Алексенко Т. Л., Анистратенко В. В. — Приведены данные о плодовитости, строении и морфометрических характеристиках кладок моллюсков рода *Caspia*. Представлены результаты лабораторных наблюдений за развитием эмбрионов вплоть до их выхода из яйцевых оболочек. Обсуждаются вопросы, связанные с откладкой яйцевых капсул *Caspia* на раковину двустворчатых моллюсков рода *Dreissena*. Выдвинута гипотеза о наличии исторически сложившихся комменсальных связей между *Caspia* и *Dreissena*.

Ключевые слова: Gastropoda, *Caspia, Dreissena*, размножение, развитие, морфологические характеристики, комменсализм, Днепр, Украина.

Reproductive Peculiarities in Two Species of the Genus *Caspia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Pyrgulidae). Alexenko T. L., Anistratenko V. V. — Data on fecundity, morphological and morphometric egg capsules characters of *Caspia* species are given. The results of laboratory observations deal with embryos development up to their hatching are presented. The problem of dependence of *Caspia* reproduction on bivalve mollusc *Dreissena* is discussed. Hypothesis of commensalism of *Caspia* on *Dreissena* is proposed.

Key words: Gastropoda, *Caspia, Dreissena*, reproduction, development, morphological characters, commensalism, Dnieper, Ukraine.

Введение

Род *Caspia* Clessin et W. Dybowski, 1888 по результатам последних таксономических исследований (Алексенко, Старобогатов, 1987; Анистратенко, Стадниченко, 1995) насчитывает в водоемах Украины 4 вида и подвида, относящихся к подроду *Clathrocaspia* Lindholm, 1929; все они — эндемики Азово-Черноморского бассейна. Каспии обитают здесь в низовьях крупных рек (Днепр, Южный Буг, Дунай, Днестр, Дон) и их лиманах, не поднимаясь далеко вверх по руслу и не выходя в осолоненные участки взморья, то есть приурочены к водам, общая соленость которых 1–1,5‰.

Экология и биология размножения этих животных не изучена. Насколько нам известно, в мировой литературе отсутствуют какие-либо сведения о размерах, при которых виды рода *Caspia* становятся половозрелыми и приступают к спариванию. Неизвестно также, какое время оплодотворенные яйца пребывают в половых путях самок, какова плодовитость последних, как протекает развитие отложенных яиц, при каких размерах "вылупляются" эмбрионы, какова сезонная динамика этих показателей и т. п.

Материал и методы

В наших опытах использованы животные двух номинативных подвидов: *C. knipowitchi knipowitchi* Makarov, 1938 и *C. makarovi makarovi* (Golikov et Starobogatov, 1966).

Материал (более 50 особей) собран моллюсковым тралом (глубина 1,5–3 м, грунт — заиленный песок) в р. Днепр возле биостанции Института гидробио-

логии НАН Украины (г. Херсон) Т. Л. Алексенко в апреле—ноябре 1996 г. и в мае—июне 1997 г.

После сбора моллюсков рассаживали по одному в пенициллиновые пузырьки с речной водой. В предварительных опытах каспии, размещенные в сосудах с речной водой, но без дрейссен, кладок не давали, впадали в депрессию или выползали из сосудов на воздух, в обоих случаях животные вскоре погибали. В серии основных опытов на дно пузырьков помещали по 1—2 живые дрейссены не более диаметра горлышка пузырька. Температура в лаборатории в период опытов составляла 18—24^{0}С. После обнаружения кладок моллюсков часть подопытных животных вместе с их кладками фиксировали 70%-ным спиртом для изучения морфологии кладок. Часть кладок оставляли для наблюдения за развитием эмбрионов, после выхода моллюсков из яйцевых капсул их также фиксировали. Видовая принадлежность моллюсков устанавливалась компараторным методом (Старобогатов, Толстикова, 1986).

Изучение морфологии и измерение кладок и их элементов проводили с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9. Рисунки раковин и кладок выполнены при помощи рисовального аппарата типа "камера люцида". При описании кладок пользовались традиционной терминологией (пояснена на рисунке 1, *7*) с учетом корректив, внесенных Г. В. Березкиной и Я. И. Старобогатовым (1981). Изображения кладок *Caspia* мы сопровождаем рисунками раковин моллюсков, от которых получены кладки.

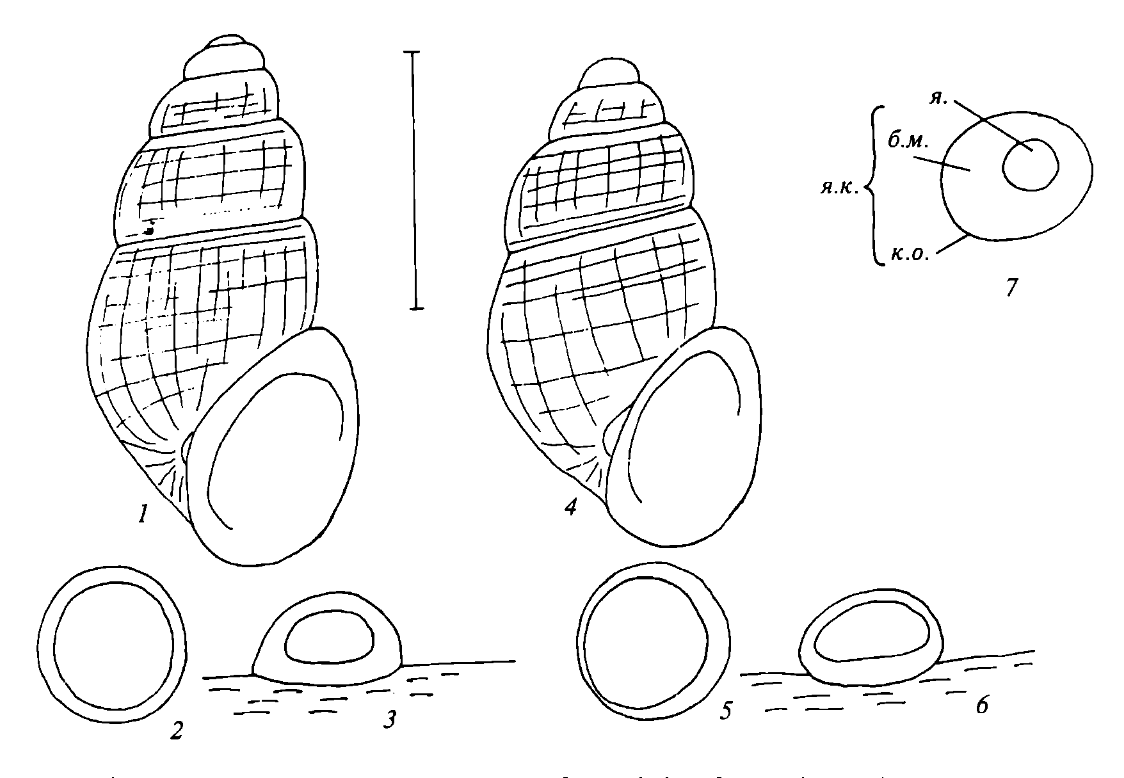


Рис. 1. Раковины и яйцевые капсулы видов рода *Caspia*: *1–3* — *C. m. makarovi* (*1* – раковина, *2, 3* – яйцевая капсула, вид сверху (*2*) и вид сбоку (*3*); *4–6* — *C. k. knipowitchi* (*4* – раковина, *5, 6* — яйцевая капсула, вид сверху (*5*) и вид сбоку (*6*); *7* — структурные элементы яйцевой капсулы (по Березкиной и Старобогатову, 1981). Обозначения: *б. м.* —белковый матрикс яйцевой капсулы; *к. о.* – наружная капсульная оболочка; *я* – яйцо; *я. к.*– яйцевая капсула. Масштабная линейка — 1 мм.

Fig. 1. Shells and egg capsules of the species of *Caspia* genus: *1–3* — *C. m. makarovi* (*1* – shell, *2, 3* — egg capsule, top view (*2*), lateral view (*3*); *4–6* — *C. k. knipowitchi* (*4* – shell, *5, 6* — egg capsule, top view (*5*), lateral view (*6*); *7* — structural elements of the egg capsule (after Beriozkina and Starobogatov, 1981). Designations: *б. м.* — egg capsular albuminous matrix; *к. о.* — external capsular membrane; *я* – egg; *я. к.* – egg capsule. Scale bar — 1 mm.

Результаты

Судя по результатам опытов, моллюски рода *Caspia* способны размножаться (откладывать яйцевые капсулы) при высоте раковины 1,8–2,0 мм (4,0–4,3 оборота завитка). Во всяком случае более мелкие особи кладок не оставляли. Самки изученных видов, как правило, откладывают по 1–2 яйцевых капсулы, иногда кладок оказывалось значительно больше — у одной особи *C. m. makarovi* мы наблюдали более 20 яйцевых капсул, отложенных на поверхность ее собственной раковины (рис. 2, *3*)[1]. Установлено, что в каждой кладке каспий всегда только 1 яйцевая капсула; иными словами, каждая яйцевая капсула, отложенная моллюском, является результатом одного отдельного акта яйцекладки. Видовые отличия по числу кладок (капсул) не обнаружены.

Самые ранние кладки получены от особей, собранных в первых числах апреля при температуре воды у дна +4°С. Период размножения длится по меньшей мере до конца августа, составляя не менее 5 месяцев, в течение которых в популяциях имеются оплодотворенные самки, готовые к откладке яиц. Это не означает, однако, что каждая взрослая особь размножается на протяжении всего этого периода.

После отлова и рассаживания каспий в сосуды с водой до появления первых кладок проходит от 1 до 25 сут. Повторные кладки от той же особи появляются обычно через 12–18 сут.

Кладки каспий представляют собой очень мелкие (не более 0,5 мм) яйцевые капсулы, имеющие сферическую форму (при рассмотрении сверху) и обычно заметно сплюснутые со стороны, которой яйцевая капсула обращена к субстрату (рис. 1, 2, *2, 4*). К субстрату яйцевые капсулы прикреплены более или менее широкой "подошвой", образуемой уплощенной стороной капсулы; иногда "подошва" меньше видимого сверху диаметра капсулы и образует нечто вроде короткой и толстой "ножки" (рис. 2, *4*).

Уже отмечалось, что яйцевые капсулы откладываются моллюсками только поодиночке и никогда не объединяются в группы по несколько штук. Даже располагающиеся недалеко друг от друга (на расстоянии 0,3—0,5 собственных диаметров) яйцевые капсулы являются совершенно обособленными, не связанными с соседними специальными образованиями. Иными словами, у данных моллюсков формирования синкапсул (группы яйцевых капсул, погруженных в общий слизистый матрикс и покрытых общей оболочкой) не наблюдается. Более того, для каспий не отмечено даже объединения яйцевых капсул в группы по несколько штук, в которых, однако, каждая капсула самостоятельна (отделена от других обклеивающими ее песчинками), как это свойственно моллюскам рода *Turricaspia* из того же семейства Pyrgulidae (Анистратенко, Алексенко, 1994). Таким образом, моллюски рода *Caspia* достаточно четко отличаются от многих гастропод, в том числе и всех пресноводных Pulmonata (Березкина, Старобогатов, 1988).

Снаружи каждая капсула покрыта довольно плотной и упругой (консистенции мягкого мармелада) капсульной оболочкой, которая даже при легком подсыхании сморщивается. Крышечный шов на поверхности яйцевых капсул отсутствует.

При достаточном увеличении микроскопа удается рассмотреть, что белковый матрикс внутри яйцевой капсулы, располагающийся вокруг яйца, как правило совершенно прозрачный, светло-рогового цвета (вероятно, он более жидкий). В центральной части капсулы (очень редко субцентрально) располагается

---

[1] Такие случаи довольно часто наблюдаются у пресноводных гребнежаберных моллюсков (например, *Valvata cristata*). Подобное явление наблюдается также у "*Semisalsa dalmatica*" (Чухчин, 1984, с. 158).

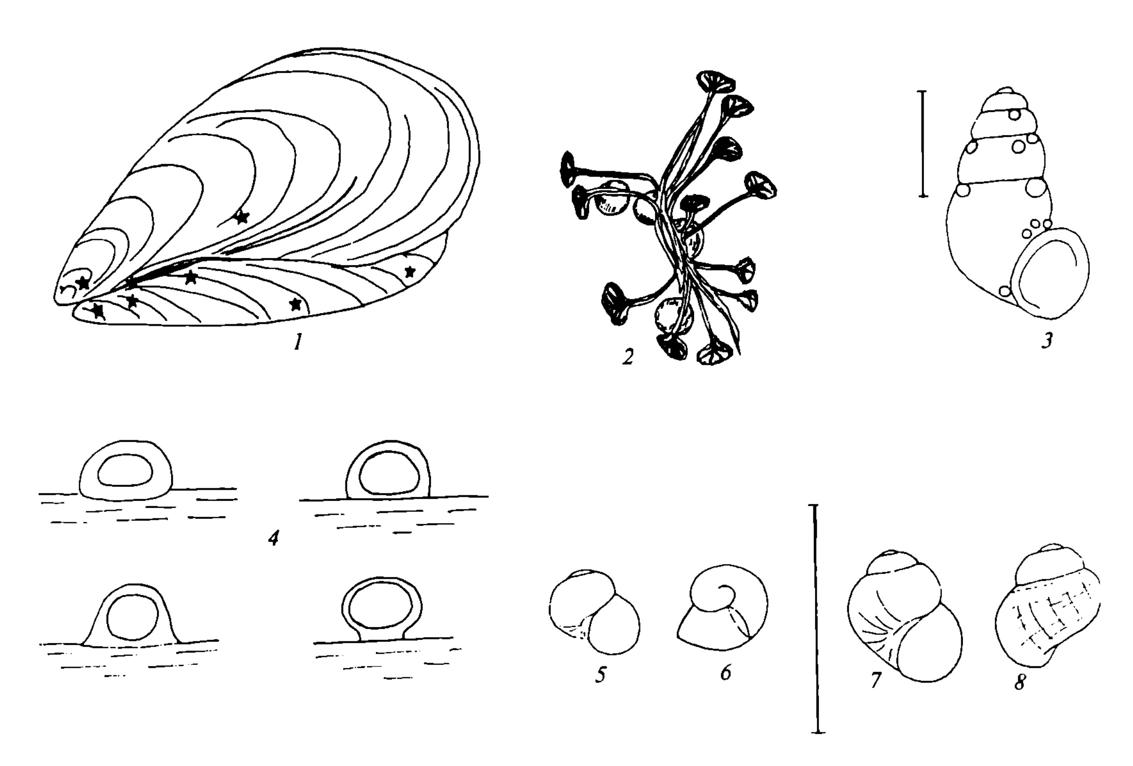


Рис. 2. Локализация и способы прикрепления кладок *Caspia*: *1* — преимущественные места расположения яйцевых капсул на раковине дрейссены; *2* — яйцевые капсулы в пучке биссусных нитей; *3* — яйцевые капсулы, прикрепленные к раковине *Caspia*; *4* — различные способы прикрепления капсул к субстрату; *5, 6* — эмбрион, покинувший яйцевую капсулу, вид с устья (*5*) и с верхушки (*6*); *7, 8* — молодой моллюск в возрасте 3 суток, вид с устья (*7*) и с затылка (*8*). Масштабная линейка — 1 мм.

Fig. 2. Localization and modes of attachment of the ovipositions of *Caspia*: *1* — preferable places of attachment of egg capsules on the shell of *Dreissena*; *2* — egg capsules in bunch of bissus threads (или filaments); *3* — egg capsules, attached on the shell of Caspia; *4* — various modes of attachment of the egg capsules to the substrate; *5, 6* — embryo that has left the egg capsule, apertural view (*5*), top view (*6*); *7, 8* — young mollusk 3 days age, apertural view (*7*), abapertural view (*8*). Scale bar — 1 mm.

относительно очень крупное молочно-белое яйцо, имеющее изредка светло-соломенно-желтый отлив. Иногда слой прозрачного матрикса, окружающего яйцо по периферии, занимает не все пространство между оболочками яйца и капсулы, и тогда бывает заметен тонкий слой более густого (и почти непрозрачного) матрикса, прилежащего либо к внешней оболочке яйца, либо к внутренней оболочке яйцевой капсулы. Можно предполагать, что как и в случае с *Turricaspia*, разные состояния плотности матрикса яйцевых капсул связаны с разными стадиями развития яйца (неравномерная оптическая плотность белкового матрикса отмечена во всем изученном материале — около 70 яйцевых капсул).

В отличие от кладок легочных моллюсков, форма, размеры и другие характеристики строения кладок изученных видов *Caspia* не позволяют выделить признаки, по которым возможно было бы надежно определить вид моллюска. Поэтому мы воздерживаемся от отдельного описания кладок каждого вида, приводим общее описание и иллюстрации устройства кладок изученных видов (рис. 1, 2), а все полученные количественные данные приводим в таблице 1.

Развитие у видов рода *Caspia* прямое, без метаморфоза, т. е. из яйцевой капсулы выходит молодой моллюск, имеющий вполне сформированную раковинку (рис. 2, *5–8*). Продолжительность эмбрионального развития в наших опытах 15–20 сут. После выхода молоди из яйцевых оболочек часть последних

Таблица 1. Размерные характеристики яйцевых капсул кладок изученных *Caspia*

Table 1. Size characteristics of *Caspia* egg capsules

Вид (подвид)	Число измеренных яйцевых капсул	Диаметр яйцевой капсулы, мм	Диаметр яйца, мм
C. m. makarovi	15	0,25–0,42	0,20–0,25
C. k. knipowitchi	8	0,25–0,40	0,20–0,25

некоторое время удерживается на поверхности раковины в виде изорванного шлейфа. Только что "вылупившиеся" каспии имеют почти сферическую раковинку с полутора оборотами, по размерам почти соответствующую таковым яйцевой капсулы — около 0,40–0,45 мм высотой и шириной (рис. 2, *5, 6*). Молодь интенсивно растет и в течение последующих 3 сут формирует еще 1 полный оборот спирали; размеры раковинки при этом: высота — 0,62 мм, ширина — 0,52 мм. На этой стадии уже просматриваются элементы скульптуры раковины (рис. 2, *7, 8*).

Обсуждение

Кладки моллюсков рода *Caspia* по размерам, облику, способу прикрепления и соотношению объемов яйца и яйцевой капсулы поразительно похожи на таковые "*Semisalsa dalmatica*" (моллюски рода *Thalassobia* — см. Анистратенко, 1991) и *Setia valvatoides* (рисунки см. в работе В. Д. Чухчина, 1984, с. 66, табл. IV, 12 и 13). Спутать же самих моллюсков этих трех родов (несмотря на размерное сходство — особенно *Setia* и *Caspia*) практически невозможно.

Остается допустить, что наблюдаемое сходство не есть проявление родства, даже отдаленного. Поскольку *Thalassobia* относятся к отряду Littoriniformes, а *Caspia* и *Setia* — к разным подотрядам отряда Rissoiformes, сходство их кладок можно связать с одинаковой (или почти одинаковой) стратегией размножения мелких гребнежаберных гастропод, для которых характерен однолетний жизненный цикл и короткий период нереста. На этой основе можно утверждать, что каспии — также моноциклические животные с коротким периодом нереста (как *Thalassobia* и *Setia*).

Хорошо известно, что возраст (размеры) наступления половозрелости зависит от максимальных размеров, достигаемых моллюсками, и скорости их роста. У мелких гастропод с одногодичным жизненным циклом скорость роста относительно велика, и половозрелость наступает очень скоро. Так, упомянутые уже "*Semisalsa*" и *Setia* достигают половозрелости через 4–5 мес после выхода молоди из яйца (Fretter, Graham, 1963; Чухчин, 1984).

Вполне очевидно, что моллюски с мелкими яйцами имеют более короткий срок эмбрионального развития, чем с крупными. В то же время ранний выход эмбриона обусловливает его относительно мелкие размеры (см. выше).

Сроки наступления яйцекладки определяются кроме возраста особи еще и временем года. Известно, что низкая (или очень высокая) температура среды подавляет гамето– и эмбриогенез у моллюсков, чем и объясняется существование температурных порогов этих процессов (Richards, 1965; Joosse, Veld, 1972 — цит. по: Березкина, Старобогатов, 1988). В таком случае следует допустить (прямых данных пока нет), что моллюски, собранные нами при температуре воды +4°C, оказались способными к овипозиции благодаря тому, что имели зрелые гаметы (и успели спариться?) еще до наступления осеннего понижения температуры в предыдущем году. Вероятно, каспии, рождающиеся в апреле–мае, успевают в теплые летние месяцы, когда наблюдается наиболее интенсивный рост, достичь половозрелости (1,6–1,8 мм) и перезимовывают с уже зре-

рост, достичь половозрелости (1,6—1,8 мм) и перезимовывают с уже зрелыми (а, возможно, и оплодотворенными) яйцеклетками (совершенно исключается созревание гамет в зимний и ранневесенний период — Joosse, Veld, 1972). Весной следующего года эти особи приступают к размножению. Особи, рождающиеся позже (особенно к концу лета — началу осени), по-видимому, достигают половозрелости не в текущем году, а по наступлении теплого периода следующего года и размножаются значительно позже первых. Важно, что все размножающиеся каспии (по результатам наших опытов) имеют предельные для этих видов или близкие к таковым размеры (см. выше). Предложенная схема жизненного цикла каспий, безусловно, требует детализации и уточнения, однако ее косвенно подтверждает сходство жизненного цикла у сходных по размерам и экологии размножения гребнежаберных гастропод (Fretter, Graham, 1963; Чухчин, 1984 и др.), а также пресноводных пульмонат (Березкина, Старобогатов, 1988).

Интересным представляется обсудить также вопросы, связанные с "дрейссенофильностью" каспий, особенно ярко проявляющейся в период их размножения.

В низовьях Южного Буга и Днепра, по нашим наблюденниям, моллюски рода *Caspia* отчетливо приурочены к поселениям дрейссены (Алексенко, 1992; Мороз, 1993 и др.). При этом каспии откладывают яйцевые капсулы в пространство между биссусными нитями дрейссены или на поверхность ее раковины, но непременно в те участки "рельефа" раковины дрейссены, где имеются углубления ("ниши"), способные служить укрытием для легко ранимых мелких кладок каспий (рис. 2, *1*). Поскольку кладки прикреплены к субстрату, все эмбриональное развитие моллюска, вплоть до его "вылупления" проходит in situ. Преимущества такой откладки яйцевых капсул очевидны и довольно существенны:

— хорошее убежище, защита почти от всех мыслимых хищников;

— превосходная аэрация (дрейссена — активный фильтратор);

— будучи прикрепленными, кладки не рискуют утонуть в тонком илу либо разрушиться от перемешения донных отложений токами воды.

Приуроченность каспий к дрейссенам почти трагикомична: при отсутствии дрейссен каспии либо впадают в "депрессию", либо весьма "беспокойны" — выползают из воды (в опытах — из сосудов с речной водой) и обычно гибнут. В случаях, когда каспии содержатся вместе с хотя-бы одной дрейссеной (которая укрепляется в сосуде нитями биссуса), они вполне "спокойны" и через 1—2 дня откладывают в пространство между нитями биссуса или на поверхности створки в ее передне-брюшной части яйцевые капсулы. Крайне редко кладки могут быть отложены на поверхность сосуда вблизи мест прикрепления биссусных нитей дрейссены[2].

Представители родов *Caspia* и *Dreissena* известны с плиоцена и относятся к реликтовому комплексу "понто—каспийцев" (Старобогатов, 1970). Интересно, что находки *Caspia* (и других пиргулид) в плиоцен—голоценовых палеоценозах Понто-Каспия практически всегда связаны с находками *Dreissena* или *Congeria* — предковой группой ряда дрейссенид (Бабак, 1983). Характерно, что представители семейств Dreissenidae и Pyrgulidae, примерно со времени позднего меотиса в пределах Центрального и Восточного Паратетиса и до нынешнего времени, встречаются обычно совместно (Ильина, 1966; Ильина и др., 1976; Не-

---

[2] В одном из опытов на поверхности раковины дрейссены, помимо кладок каспий, были обнаружены 2 синкапсулы *Theodoxus sp.* (вероятнее всего *Th. fluviatilis*, поскольку именно этот вид рода здесь наиболее обычен). Они представляют собой сравнительно крупные (1—1,1 мм в диаметре) образования в виде сплющенной сферы из приблизительно одинаковых половинок, соединенных крышечным швом (похожим на застегнутую "молнию") по экватору. Стенки плотные конхиолиновые, белые, непрозрачные. Внутри каждой синкапсулы обнаружилось около 50 яиц.

весская и др., 1986; Старобогатов, 1970; Тактакишвили, 1977, 1984 и др.). Следовательно, прослеживаемая "дрейссенофильность" рецентных каспий имеет довольно глубокие исторические корни.

Изучение особенностей распространения *Caspia* в низовьях Днепра, а также результаты наших опытов позволяют предположительно рассматривать *Caspia* комменсалом дрейссен. Конечно, доказать биологическую связь этих животных в палеоценозах трудно, однако еще труднее допустить, что такая связь у рецентных сложилась только в самое последнее время. К сожалению, в интересной проблеме взаимоотношений *Caspia* и *Dreissena* пока больше вопросов, нежели ответов.

Алексенко Т. Л. Моллюски Днепровско-Бугской устьевой области и их роль в экосистеме: Автореф. дисс...канд. биол. наук. — Киев, 1992. — 22 с.

Алексенко Т. Л., Старобогатов Я. И. Виды Caspia и Turricaspia (Gastropoda Pectinibranchia Pyrgulidae) Азово-Черноморского бассейна // Вестн. зоологии. — 1987. — № 3. — С. 32–39.

Анистратенко В. В. Моллюски группы Hydrobia sensu lato Черного и Азовского морей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1991. — **96**, вып. 6. — С. 73–81.

Анистратенко В. В., Алексенко Т. Л. Особенности размножения моллюсков рода Turricaspia (Gastropoda Pectinibranchia Pyrgulidae) фауны Украины // Вестн. зоологии. — 1994. — № 6.– С. 59–64.

Анистратенко В. В., Стадниченко А. П. Литториноообразные. Риссоиобразные (Littoriniformes. Rissoiformes). — Киев : Наук. думка, 1995 (1994). — 175 с. — (Фауна Украины: в 40–а т. Т. 29. Вип. 1. Кн. 2).

Бабак Е. В. Плиоценовые и четвертичные дрейссениды Эвксинского бассейна // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1983. — **204**. — 104 с.

Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Морфология кладок яиц некоторых моллюсков рода Lymnaea (Gastropoda Pulmonata) // Зоол. журн. — 1981. — **60**, вып. 12. — С. 1756–1768.

Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков / И. М. Лихарев. — Тр. ЗИН АН СССР. — **174**. — Ленинград, 1988. — 307 с.

Ильина Л. Б. История гастропод Черного моря—// Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1966. — **110**. — 210 с.

Ильина Л. Б., Невесская Л. А., Парамонова Н. П. Закономерности развития моллюсков в опресненных басcейнах неогена Евразии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1976. — **155**. — 288 с.

Мороз Т. Г. Макрозообентос лиманов и низовьев рек Северо Западного Причерноморья. — Киев: Наук. думка, 1993. — 187 с.

Невесская Л. А., Гончарова И. А., Ильина Л. Б., Парамонова Н. П. и др. История неогеновых моллюсков Паратетиса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — М.: Наука, 1986. — **220**. — 208 с.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. – Л.: Наука, 1970. — 372 с.

Старобогатов Я. И., Толстикова Н. В. Моллюски // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. Сер.: История озер СССР. — Л.: Наука, 1986. — С. 156–165.

Тактакишвили И. Г. К плиоценовой истории моллюсковых фаун Паратетиса. — Тбилиси: Мецниереба, 1977. — 135 с.

Тактакишвили И. Г. Биостратиграфия плиоцена Западной Грузии. — Тбилиси: Мецниереба, 1984. — 136 с.

Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1984. — 176 с.

Fretter V., Graham A. British Prosobranch Mollusca: their functional anatomy and ecology. – London, 1963 (1962). – 755 + XVI P.

Joosse J., Veld C. J. Endocrinology of reproduction in the hermaphrodite gastropod Lymnaea stagnalis // Gen. comp. endocrinol., 1972. — **18**. — P. 599–600.

Richards A. The development rate and oxygen consumption of snail eggs at various temperatures // Z. Naturforsch., 1965. — B. 20. — S. 347–349.